

УДК 595.77

К. В. Скуфьин

РОЛЬ ДВУКРЫЛЫХ В БИОЦЕНОЗАХ И СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ДИПТЕРОЛОГИИ

Среди высших новокрылых насекомых с полным превращением отряд двукрылых едва ли не самый своеобразный. Не обладая сложными формами поведения, свойственными перепончатокрылым, крепким хитиновым покровом жесткокрылых и мощными челюстями, характерными для гусениц чешуекрылых, двукрылые еще в мезозое пошли по самостоятельному эволюционному пути в составе мекоптероидного комплекса: сочетание предельной эмбрионизации личинки, максимального гистолиза тканей в предкулольной фазе, развитие целого набора трофических адаптаций личинки с не менее глубоким совершенствованием поискового полета имаго, направляемого тонко действующими и, как правило, узко специализированными органами чувств и четко спrogramмированными действиями в определенной среде (Кривошеина, 1969). Как указывал Б. Б. Родендорф (1964, с. 12—13), «эти черты свидетельствуют, с одной стороны, об обитании личинок в толще плотного или жидкого субстрата, точнее говоря, в толще вещества, служившего пищей, в котором передвижение личинки было ограничено и затруднено, и, с другой стороны, об увеличении активности в жизни крылатой фазы, для которой значение полета в жизнедеятельности было велико». Характерный для голометаболии контраст двух способов существования личинки и имаго у *Diptera* достигает наивысшего выражения, а то же время не только сохраняется, но и усиливается энергетическая связь этих двух способов существования при некотором нарастании примата в этой связи на стороне личинки, которая, по мнению В. Г. Ковалева (1981, с. 128), «была в эволюционной траектории двукрылых «ведущей», а не «ведомой». Для личинок двукрылых с самого начала их эволюции было характерным погружение в субстрат или целиком, или (в среде бедной кислородом) частично, в связи с чем возникло соответствующее переформирование системы дыхалец, а также, нередко, и метаболизма (Кривошеина, 1969). Физическая фазность субстрата древних двукрылых, по-видимому, тяготела в сторону полужидкой с отклонением у одних групп в сторону жидкой, водной (*Chironomidae*, *Chaoboridae*), у других — в сторону плотной или рыхловлажной, но с обязательным сохранением определенного участка водного компонента (большинство *Tipulomorpha*). Богатые крупным или более мелким детритом полужидкие или рыхловлажные субстраты с высокой потенциальной энергетикой служили, видимо, основной средой, осваиваемой первичными двукрылыми, в которой и формировались черты строения личинок с малой подвижностью тела и нетребовательностью к стерильности пищи. Наоборот, наряду с использованием энергии, заключенной в самих частицах детрита, все большую долю необходимой им энергии личинки извлекают из обрастающих частиц гифов грибов и пленочных скоплений бактерий. С течением времени развивается и внешнешечное пищеварение. Сравнительно рано появляется хищничество личинок, позднее — фитофагия и паразитизм. Развитие поискового полета имаго обусловило не только возможность их питания за счет узко локальных источников (натеки на деревьях, нектар и пыльца цветов, кровь животных, дисперсная охотничья добыча), но и выработку параллельной способности пристраивать свои яйца и будущих личинок на узко локальные порции полужидкого

или влажного и питательного субстрата, в частности таких, как «водоемчики» в дуплах деревьев и даже в пазухах листьев, опавшие плоды, скопления компоста, гниющие стволы деревьев, помет и трупы животных, их раны, субстрат гнезд и нор, а у фитофагов — зреющие плоды, семена, корнеплоды, развивающиеся почки, побеги, цветы, плодовые тела грибов и т. п. Конечно, на эти источники пищи могут претендовать представители и других отрядов насекомых, например жесткокрылых, в связи с чем возникает конкуренция, тем не менее именно двукрылые наиболее приспособлены к такого рода пище, побеждая в конкуренции с другими отрядами, главным образом, за счет быстроты нахождения дисперсных пищевых субстратов и скорости их обработки. Проблема быстроты здесь особенно важна, поскольку подобного рода субстраты или высыхают, или, при более влажной погоде, быстро разлагаются. Существенно также, что двукрылые смогли, в отличие от большинства других насекомых, смягчить конкуренцию с бактериями и грибами за пищу, просто поедая их вместе с пищей или используя внекишечное пищеварение.

Такие пищевые возможности личинок, дифференцировавшиеся с течением времени и подкрепленные не менее широкими возможностями сложного полета имаго, обусловили определенное и немаловажное значение двукрылых как участников основных гомеостатических функций природных и антропогенных экосистем или биогеоценозов. Основными функциями, определяющими жизнь любой экосистемы, являются трофические отношения между автотрофами, гетеротрофами и минерализаторами (редуцентами) всей остаточной органической продукции, имеющие вид каскадного потока энергии и круговорота веществ, обеспечивающего относительную стабильность и гомеостаз всей системы. По данным Макфедьена (1965), двукрылые в трофических цепях лугового сообщества по уровню метаболизма уступают из насекомых только ногохвосткам и жукам, а по биомассе превосходят и жуков. По данным М. С. Гилярова (1965), личинки двукрылых доминируют во всех лесных почвах с выраженной подстилкой или с развитым аккумулятивным горизонтом, уступая по биомассе лишь дождевым червям. Одних бибионид насчитывается местами от 200 до 1000 экз/м² (Кривошеина, 1969). Личинки хирономид занимают, как известно, видное место в питании бентосоядных рыб, оспариваемое лишь моллюсками и олигохетами. В тундровых водоемах личинки хирономид и кулицид доминируют в питании водоплавающих птиц, а в лесах личинки двукрылых — существенный элемент питания диких куриных. Важное место принадлежит взрослым двукрылым в питании воробьиных птиц — ласточек, стрижей, мухоловок, а также стрекоз и хищных ос-бембиков.

Необходимую им энергию двукрылые в основном черпают в детритных пищевых цепях, «зарабатывая» ее участием в разложении отмершего органического вещества. Что же касается фитофагии, исторически возникшей у двукрылых позднее сапрофагии, то она до сих пор играет довольно скромную роль в создании вторичной продукции, или продукции второго трофического слоя. По мнению Б. Б. Родендорфа (1964), переход к фитофагии в наземных условиях осуществлялся путем ухода личинок внутрь живого тела растений как в убежище от сухости континентального климата. Так возникал эндофитобиоз, который и привел к развитию фитофагии, имеющей характер паразитизма на растениях. Аналогично этому мы видим в происхождении фитофагии у нематод. Эндофитобиоз, полный у минеров и обитателей плодов и корнеплодов, и частичный у обитателей почек, побегов и цветков, более или менее широко встречается у растительноядных личинок *Cecidomyiidae*, *Syrphidae*, *Tephritidae*, *Agromyzidae*, *Chloropidae*, *Otitidae*, *Sciomyzidae*, *Lonchaeidae*, *Ephydridae* и др. Фитофагия, не связанная с эндофитобиозом, наблюдается у более примитивных групп (*Bibionidae*, *Cylindrotomidae*), откусывающих кусочки растительных тканей с поверхности.

В планктонном питании личинок кровососущих комаров и мошек симулиид известное место занимают одноклеточные водоросли, хотя здесь фитофагия комбинируется с сапрофагией и имеет характер смешанного питания. В создании вторичной продукции место двукрылых невелико и ограничивается в основном личиночной фазой, тем не менее отрицательное влияние эндофитобиозных личинок на жизнь растений значительно и непропорционально их биомассе в связи с локализацией личинок в генеративных органах или вблизи точек роста вегетативных побегов. Это влияние может сдерживаться лишь развитием иммунитета у растений.

Среди биогеоценотических функций двукрылых особое место занимает антофилия — посещение цветков для питания нектаром или пыльцой, реже — для схватывания добычи на цветке или для укрытия в нем. На значение двукрылых как посетителей и опылителей цветков обратил внимание Э. К. Гринфельд (1955). По сравнению с перепончатокрылыми, двукрылые опылители менее требовательны к теплу, и поэтому их роль в опылении растений особенно значительна на севере и в горах. Чаще всего на цветках встречаются *Syrphidae*, *Muscidae*, *Calliphoridae*, *Tachinidae*, *Bombyliidae*, *Empididae*, *Anthomyiidae*, *Conopidae*. Предпочтение отдается ими открытым коротковенчиковым цветкам, но некоторые шмелевидные двукрылые могут посещать и длинновенчковые. По нашим данным, в условиях Лесостепи (Скуфьин, 1979) на цветках 20 семейств растений было зафиксировано 26 семейств двукрылых, располагающихся в порядке убывания доминирования следующим образом: *Syrphidae*, *Sepsidae*, *Muscidae*, *Tachinidae*, *Calliphoridae*, *Sarcophagidae*, *Empididae*, *Chloropidae*, *Phoridae* и др. По количеству посещений двукрылые заняли первое место (48,4%), за ними идут перепончатокрылые (34,0%) и жесткокрылые (12,8%). Антофилия, по-видимому, древний тип питания двукрылых, развившийся на почве сапрофагии (посещение натеков на деревьях, медвяной росы и т. п.). В энергетическом плане питание нектаром и пыльцой малозначительно, но оно приобретает непропорционально большое, а иногда даже решающее значение, содействуя перекрестному опылению растений и обогащению их генотипа.

Переходя к третьему трофическому слою — хищникам, следует заметить, что плотоядность наряду с сапрофагией — древний способ питания двукрылых (Oldroyd, 1964). В сем. *Rhagionidae*, *Asilidae*, *Empididae*, *Dolichopodidae* хищничают и личинки, и имаго. В сем. *Limoniidae*, *Chironomidae*, *Ceratopogonidae*, *Cecidomyiidae*, *Tabanidae*, *Syrphidae*, *Chamaemyiidae*, *Ephydriidae*, *Chloropidae*, *Scatophagidae*, *Muscidae*, *Calliphoridae*, *Sarcophagidae* более или менее широко встречаются хищные личинки. Хищные двукрылые играют заметную роль в регуляции численности многих фитофагов. Так, личинки ктырей в массе уничтожают проволочников, а также личинок чернотелок, хрущей, хлебных жуков, усачей, долгоносиков и других почвенных вредителей растений (Рихтер, 1969). Взрослые ктыри деятельно истребляют саранчовых, кузнечиков, молеобразных бабочек, совок, клопов, жуков и других насекомых. Зеленушки рода *Medetera* — известные враги личинок короедов, а многие журчалки в фазе личинки успешно соревнуются с личинками божьих коровок в истреблении колоний тлей.

Третичная продукция хищных двукрылых в общем значительна по биомассе и в совокупности пересчитанных семейств входит весомой долей в рацион насекомоядных птиц, стрекоз, ос и пауков, создавая биомассу четвертого трофического слоя. Рядом с хищниками в третьем трофическом слое находят место так называемые хищнические паразиты — сем. *Nemestrinidae*, *Bombyliidae*, *Pipunculidae*, *Acroceridae*, *Tachinidae*, некоторые *Phoridae*, *Calliphoridae*, *Sarcophagidae*. Наиболее известна роль жужжал в истреблении саранчовых, а также мух-тахин в истреблении вредных чешуекрылых и клопов.

Иной характер имеет тканевый паразитизм личинок двукрылых на позвоночных животных, преимущественно растительноядных — сем. *Gasterophilidae*, *Oestridae*, некоторых *Muscidae*, *Calliphoridae*, *Sarcophagidae*, *Nicterebidae*, *Streblidae*. В этой группе двукрылых формируется энтерозообиос. Разновидностью тканевого паразитизма служит древнее по происхождению кровососание взрослых двукрылых, характерное для большей или меньшей части сем. *Culicidae*, *Ceratopogonidae*, *Simuliidae*, *Rhagionidae*, *Tabanidae*, *Psychodidae*, *Muscidae*, *Hippoboscidae*. Биомасса третичного слоя этих насекомых имеет кормное значение для многих групп насекомоядных. Наряду с переносом возбудителя болезней кровососущие виды способствовали в свое время и развитию иммунитета к болезням у животных и человека. Это следует учитывать имея в виду полное уничтожение кровососов, исчезновение которых может повлечь за собой ослабление или даже полное исчезновение естественного иммунитета против опасных заболеваний у всех позвоночных, включая человека.

Из всех биогеоценотических функций двукрылых важнейшей, несомненно, является трофическая обработка отмершей растительной и животной биомассы. Именно эта функция двукрылых должна оставаться на будущее время непоколебленной, поскольку функция минерализации остаточной биомассы редуцентами в принципе незаменима какими-либо обработками полей, плантаций и лесов физическими или химическими реагентами. Наоборот, современная усиленная химизация почвы пестицидами и минеральными удобрениями может отрицательно повлиять на деятельность редуцентов, затормозить минерализацию, привести к огрублению почвенного гумуса. Редуцентами служат представители многих таксонов двукрылых. Только под корой и в древесине мертвых деревьев отмечается до 12—13 семейств сапробных двукрылых (Brauns, 1954; Мамаев, 1979). Не меньшее количество семейств фиксируется на разлагающихся трупах и помете различных животных, подвергающихся ускоренной утилизации и переводу в тонкий плодородный гумус. Эта же функция реализуется при трофической обработке личинками двукрылых различных компостов, навоза, соломы, бытовых и производственных отходов.

Антропоизация экосистем, ведущая к повсеместному видовому обеднению и качественной нивелировке фаунистических комплексов, существенно сказывается и на отряде двукрылых. И. А. Рубцовым в условиях окрестностей Ленинграда прослежено значительное обеднение видового состава симулиид в связи с загрязнением водотока веществами органического происхождения, причем выпали в основном некровососущие или малоактивные по кровососанию виды, оставшиеся же виды сделались более активными кровососами. По устному сообщению А. А. Штакельберга, ряд мест под Ленинградом, дававшие в прошлом богатые сборы сирфид в последние годы потеряли свое значение в результате прямого воздействия резко увеличившегося потока отдыхающих. Такая же картина нами отмечается и в Воронеже, причем не только для сирфид, но и для ряда редких видов слепней. Затопление речных пойм и осушение увлажненных территорий при мелиорации земель и карьерной добычи полезных ископаемых также относятся к числу антропоических факторов, угнетающих фаунистические комплексы двукрылых и требуют внимательного изучения и смягчения негативных сторон этого процесса. В крупных городах формируется урбанистическая фауна двукрылых, где наряду со снижением значения одних видов, например, комнатной мухи, мухи-жигалки, относительно возрастает значение других — некоторых каллифорид, малой комнатной мухи, комаров рода *Culex*. Возрастающее обилие разнотипных и дисперсных бытовых органических отбросов в рекреационной зоне городов и в рудеральных биотопах создает условия для повышения численности их потребителей из двукрылых, выполняющих в какой-то мере и полезную функцию санитаров,

однако и этот процесс должен быть взят под исследовательский контроль. Современное освоение арктики и субарктики накладывает отпечаток на распределение двукрылых. С одной стороны, идет проникновение синантропных мух на север, с другой — наблюдается иммобилизация местных диких видов мух для заполнения новых экологических ниш в населенных пунктах.

В настоящее время возрастает, хотя и не так быстро, как надо было бы, площадь заповедных и охраняемых территорий. Недавно принятое новое типовое положение о заповедниках укрепляет их значение как хранилищ генетического фонда, в том числе, конечно, и богатейшего генетического фонда двукрылых насекомых. К сожалению, в заповедниках насекомым вообще, а двукрылым в особенности, не уделяется должного внимания — не исследуется их видовой состав, роль в круговороте и сохранности экосистем и т. д. Необходимо шире популяризировать высокую ценность фауны двукрылых как неотъемлемой составной части охраняемых в заповеднике природных ресурсов и разрабатывать обоснованные рекомендации по улучшению охранного режима для фаунистических комплексов двукрылых в заповедниках, заказниках, памятниках природы, национальных парках. С другой стороны, необходима разработка мер по сохранению функционально полезной фауны двукрылых на полях, в садах, в лесах, прежде всего опылителей, минерализаторов-редуцентов и регуляторов численности фитофагов, какого-то жесткого минимума этого созданного природой ресурса.

- Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв.— М.: Наука, 1965.— 270 с.
- Гринфельд Э. К. Питание двукрылых нектаром и пыльцой и роль их в опылении растений.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1955, № 10, вып. 4, с. 15—25.
- Ковалев В. Г. Эволюция образа жизни личинок двукрылых насекомых.— В кн.: Вопросы общей энтомологии. Л.: Наука, 1981, с. 128—131.— (Тр. Всесоюз. энтомолог. о-ва; 63).
- Кривошеина Н. П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых.— М.: Наука, 1969.— 251 с.
- Макфедьян Э. Экология животных.— М.: Мир, 1965.— 357 с.
- Мамаев Б. М. Значение древесины как среды обитания в таксономической дифференциации отряда двукрылых.— В кн.: Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1979, с. 50—52.
- Рихтер В. А. Сем. Asilidae — ктыри.— В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1969, т. 5, ч. 1, с. 504—531.
- Родендорф Б. Б. Историческое развитие двукрылых.— М.: Наука, 1964.— 310 с.
- Скуфьин К. В. К изучению антофильного комплекса насекомых Галичской горы.— В кн.: Изучение заповедных ландшафтов Галичской горы. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1979, с. 11—22.
- Brauns A. Untersuchungen zur angewandten Bodenbiologie. Bd. 1. Terricole Dipterenlarven.— Goettingen, 1954.— 179 S.
- Oldroyd H. The natural historie of flies. "The world naturalist" editor: Richard Carrington.— London: Weidenfeld and Nicolson, 1964.— 324 p.

Воронежский университет
им. Ленинского комсомола

Поступила в редакцию
25.X 1982 г.